

Die Bildung der Wirbel- und Extremitätsknochen.

Von Prof. Engel in Prag.

(Mit II Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung vom 22. Juni 1854.)

Die Untersuchung der Knochenentwicklung hat etwas ungemein Anziehendes. Die starren und regelmässigen Formen, die scharfen Begrenzungsflächen, die verhältnissmässig frühzeitige Ausbildung erleichtern das Studium einerseits, andererseits stellen sie die Entwicklungsschemen in prägnanterer Weise dar und sind daher vor Allem geeignet, den bisher eingehaltenen Gang der Beobachtung so wie das von mir nachgewiesene Entwicklungsprincip noch fester zu begründen.

Nicht die histologische Entwicklung der Knochen, von der bereits in einer früheren Abhandlung die Rede war, sondern die Bildung und Umformung ganzer Knochen und Skeletabschnitte wird der Gegenstand der nachfolgenden Darstellung sein; ich glaube mit der Entwicklung der Wirbelsäule beginnen zu sollen, weil sich diese Untersuchung an meine frühere über die Bildung der Schädelknochen am natürlichsten anschliesst. Ich werde mit der Entwicklung des Kreuzbeines beginnen.

Untersucht man das Kreuzbeinblastem eines zarten Schwein-Embryos, wenn die verschiedenen Theile desselben sich von einander abzusecheiden und abzugrenzen beginnen, so gewährt die vordere Fläche das in der ersten Figur dargestellte Bild. An demselben lässt sich die Entwicklung in der Richtung von unten nach oben ganz deutlich verfolgen.

Zum Behufe der Erklärung denke man sich eine Reihe hinter (oder über) einander liegender Blasteme (Figur 2), die ihre ursprünglich kugelförmige Gestalt durch eine leichte Abplattung der Berührungsstellen verändert haben. Das Blastem 1 spaltet sich nun zuerst der Länge nach in zwei gleiche und symmetrische Hälften, wodurch das Blastem 2 (Fig. 2) entsteht. Dasselbe entwickelt ferner zwei neben einander liegende Keime und erhält dadurch die Form 3 (derselben Figur). Indem sich diese anfangs getrennten Keime wieder mit einander verbinden, entsteht die Form 4 (derselben Figur) und nach abermaliger Furchung der beiden neben einander liegenden

Blasteme die Form 5. Von den so entstandenen vier, neben einander liegenden Blastemen verschmelzen wieder die beiden innersten, sich unmittelbar berührenden Blastemschichten und so entsteht die Form 1 der dritten Figur, welche endlich nach dem Verschwinden der letzten Andeutung einer peripheren Schichtenbildung in die Form 2 (Fig. 3) übergeht. Das Blastemstück *c, d, e, f* dieser Figur übergeht am raschesten in Verknorpelung und Verknöchern, es stellt einen Wirbelkörper von seiner vorderen Fläche aus gesehen dar; das Stück *a, b, c, d* einer planconvexen Linse ähnlich, verschmilzt mit dem gleichnamigen Stücke des überliegenden Wirbelblastems und entwickelt sich an den Brust- und Lendenwirbeln zum *Ligamentum intervertebrale*, welches somit anfänglich die Gestalt einer biconvexen Linse (Blastem 4, Fig. 3) darbietet. An dem *Os sacrum* bleibt diese Blastemschicht *a, b, c, d* noch lange knorpelig, wenn der Wirbelkörper längst verknöchert ist, und verknöchert erst später.

Isolirt man daher in dieser Entwicklungsperiode das Blastem des Wirbelkörpers (was nicht mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist), so erhält man die Figur 4. Hier scheinen die Wirbelkörper *A* aus zwei seitlichen Hälften zu bestehen. Die *Ligamenta intervertebralia B* zerfallen durch einen Druck leicht in eine obere und untere Hälfte. Diese, jeden Bildungsact begleitende Furchung verleitet zur Annahme, dass die Wirbelkörper wirklich aus zwei Hälften entstünden, die erst später zusammenwüchsen, und man glaubte hieraus die angeborenen Spaltbildungen der Wirbelkörper erklären zu können. Aber diese Spaltbildungen beruhen auf einer wirklichen Trennung in zwei Hälften, wozu die Furchung zwar disponirt, der Anlass dazu muss aber erst anderweitig gegeben werden.

Wie die Kreuzwirbel, so entwickeln sich auch die übrigen Wirbelkörper und ich habe das Kreuzbeinblastem nur deswegen besonders gewählt, weil der Entwicklungsgang hier am leichtesten stufenweise zu verfolgen ist. Querdurchschnitte durch Wirbel habe ich bereits in meinen früheren Abhandlungen gegeben.

Bald nach dieser ersten Bildung erfolgt in dem noch übrig gebliebenen Blastem (*C*, Fig. 3) eine neue, quer oder horizontal verlaufende Furchung und so entsteht die Figur 5. Hier übergeht die Furchungsmasse 1 in die Keimbildung 2, und aus dieser entsteht durch Verschwinden der ursprünglichen und ersten Furchungslinie die Form 3. Mittlerweile hat sich aber das Blastem der Wirbelkörper *A*

(Fig. 5) über die übrige Blastemmasse *C* emporgehoben und ein Querschnitt durch den Wirbel bietet die in der 6. Figur wiedergegebene Gestalt wo *A* und *C* die eben angegebene Bedeutung haben.

Die in der 5. Figur bei 3 angegebene Querfurchung des Wirbelblastems gehört eigentlich den Seitenmassen desselben an, und es wird daher nothwendig, das Wirbelblastem von der Seite zu untersuchen. Es sei in der 7. Figur das Blastem mehrerer Wirbel in der Seitenansicht dargestellt. Es sind wieder kuglige Massen, die sich an den Berührungstellen abgeplattet zeigen. Der Winkel *a*, an welchem zwei dieser Massen zusammenstossen, ist gleichfalls mit einer Lage plastischer Masse vollgefüllt. Durch die oben beschriebene senkrechte Furchung ist eine vordere, kleinere Hälfte *A* — das Blastem des künftigen Wirbelkörpers — und eine hintere grössere Abtheilung *C* entstanden, dessen äussere Lagen nun untersucht werden sollen. Durch eine in dem hinteren Blasteme *C* erfolgende Quertheilung bildet sich (2, Fig. 7) eine nach rückwärts weit geöffnete Furchung *m, n, o*; das in dieser Furchung abgelagerte Blastem verschmilzt rasch mit dem Blasteme des Wirbelkörpers *A*, verknorpelt, verknöchert und bildet den grössten Theil des Wirbelbogens. Zugleich ist in dem Raume *a* eine rundliche Blastemmasse entstanden, welche aber bald die Form dieses Raumes annimmt, demnach eine ungleich dreiseitige Form mit abgestumpften Ecken bildet. Auch dieses Blastem verknorpelt, verknöchert und bildet später den *Processus spinosus* der Wirbel. Das in dem vorderen Winkel bei *a'* liegende Blastem dient zur Verbreiterung des *Ligamentum intervertebrale*. Indem nun allmählich die noch übrigen nicht weiter verwendbaren Furchungsmulden verschwinden, erscheint die Wirbelsäule in der in der 8. Figur abgebildeten Gestalt. Man findet hier bei *A* die Seitenansicht des Wirbelkörpers; zwei über einander liegende Wirbel sieht man durch das *Ligamentum intervertebrale a'* von einander getrennt; *m, n, o* ist der Bogen des Wirbels, an dem sich der *Processus transversus a* ansetzt. Das in dem Raume *C* befindliche Blastem wird zur weichen Ausfüllungsmasse (der Muskel-Nerven, Fasermasse u. s. w.), welche man zwischen je 2 Wirbelbogen findet. — Nach der verschiedenen Region, in der man die künftigen Wirbel untersucht, sind denn auch die ursprünglichen Formen der Räume *a*, und mithin auch der Dornfortsatzblasteme verschieden, es hängt dies einerseits mit der Höhe, andererseits mit der Grössendifferenz zweier unmittelbar auf einander

folgender Wirbelblasteme zusammen. Die 8. Figur enthält eine Darstellung der Brustwirbel.

Das ursprüngliche Verhältniss zwischen den Bogenschenkeln m , n , o und dem zwischenliegenden Raume C ändert sich bald, und der letztgenannte Raum wird auf das bescheidene Mass reducirt, in dem wir ihn bei ausgetragenen Früchten finden.

Frühzeitig verwachsen auch die Bogenschenkel m , n , o mit dem *Processus spinosus a*, und bei Neugeborenen ist diese Verwachsung fast immer schon vollendet. Ebenso verwachsen auch die seitlichen Keime a der *Processus spinosi* unter einander, denn der Erfahrung zufolge sind 2 Keime für jeden derselben — einer an jeder Seite — vorhanden, die übrigens durch Furehung eines einfachen ursprünglich rundlichen Blastemes entstanden sind, und sonach nicht eigentlich zwei getrennte Keime, sondern zwei eine Zeitlang von einander geschiedene Hälften eines Keimes darstellen.

Entwickelt sich eine *Spina bifida*, so werden in der Regel diese zusammengehörigen Hälften auch wirklich getrennt; zugleich werden die Bogenschenkel der Wirbel aus ihrer Lage gerückt und sie verlaufen meistens in der verlängerten Richtung der hinteren Fläche der Wirbelkörper, mit der sie eigentlich einen rechten Winkel bilden sollten. Es entsteht daher das in der 9. Figur dargestellte Bild. Dies zeigt die hintere Fläche der Wirbelsäule eines Monstrums mit Hemi-cephalie und totaler *Spina bifida*. Man sieht hier bei A den Körper der Wirbel von seiner hinteren Fläche, m , n , o ist der aus seiner Lage gerückte Bogenschenkel, a die Hälfte eines *Processus spinosus*, welche entweder mit dem Bogenschenkel schon verwachsen, oder auch noch von demselben getrennt ist.

Nimmt man nun einen Querschnitt durch das ganze Blastem der Rumpfsäule, so nimmt er die unter 10 abgebildete Gestalt an. Man sieht hier bei A den stark nach vorne protuberirenden Wirbelkörper; bei C die Blasteme der Wirbelkörper, welche in der Entwicklungsgeschichte unter dem Namen der Rückenämme bekannt sind; D sind die sogenannten Rückenplättchen, welche frühzeitig eine bedeutende Grösse erreichen, später in der Entwicklung zurückbleiben, von den anderen Theilen raseh überholt werden und dann zur bescheidenen Grösse der *Processus transversi*, in welche sie sich umgestalten, herabgehen; der Zwischenraum E wird zur Musculatur an der hinteren Fläche der Wirbelbogen und Körper; durch eine abermalige Theilung

entstehen hier 2 Muskelstrata (E' und E'' , Figur 11) zwischen denen noch ein drittes innerstes und kleinstes sich hineinschiebt; das Blastem F bildet das Rückenmark; hinter diesem befindet sich eine kleine Hervorragung, welche die Blasteme der Dornfortsätze aufzunehmen bestimmt ist, die übrigen, da sie in eine tiefere Ebene fallen, hier nicht weiter verzeichnet sind.

An dem Körper der Wirbel sowohl als auch an den sogenannten Rückenplättchen sieht man übrigens bei weiterer Grössenzunahme, wie ich dies auch schon in meiner früheren Abhandlung gezeigt habe, concentrische Ringe oder Lagen, ein Beweis, dass auch hier die Entwicklung von aussen nach innen erfolgt und immer mit einer dem bekannten Gesetze entsprechenden Schichtenbildung vor sich geht. Es sei nun die 12. Figur eine Seitenansicht mehrerer über einander liegender Blasteme von Wirbelkörpern mit den dazwischen liegenden Zwischenwirbelbändern. Es bilde sich nun in der Masse 1 eine senkrechte Spaltung mit nach unten von einander abstehenden Flächen; auf diese folge (Masse 2) eine transversale Spaltung; so entsteht in der Mitte eines Wirbelblastemes ein in mehrere strahlenartige Fortsätze auslaufender Raum m , der nach Abrundung seiner Ecken die Form m (Masse 3) erhält; verschwinden nun die noch übrigen Theilungsfurchen, so entsteht der Körper m , Masse 4, und dies ist der erste Verknöcherungspunkt. Ich habe diese Form des Verknöcherungspunktes bei Schaf-Embryonen unzählige Male beobachtet. Daneben kommen übrigens auch rundliche Verknöcherungspunkte vor, deren Erklärung aus den verschiedenartigen Furchungen noch weniger Schwierigkeiten unterliegen wird. Ich werde bald an anderen Beispielen zeigen können, dass die ersten Verknöcherungspunkte an anderen Knochen eben so bestimmte Formen besitzen, die mit dem Furchungsprocesse im innigsten Zusammenhange stehen.

Übrigens vermehrt sich die Zahl der Verknöcherungspunkte sehr rasch; neue krenzförmige Furchungen geben nämlich immer wieder zu Bildungen ähnlicher Räume Veranlassung und so sieht man die Menge der Verknöcherungspunkte überhaupt mit der weiteren Entwicklung zunehmen, so dass es zuletzt schwierig wird, die Anzahl derselben immer genau zu bestimmen.

Umgekehrt sind nun die Formen sowohl wie die Lagerungen der Verknöcherungspunkte zu benutzen, um auf die Richtung und Zahl der ursprünglichen Blastemfurchungen zu schliessen. Und ich glaube,

dies ist auch der praktische Vortheil meiner Entwicklungsgeschichte, dass man, nachdem einmal ein gewisses Bildungsgesetz erkannt ist, umgekehrt aus gegebenen Formen die Entwicklung ableiten kann, ohne gerade gezwungen zu sein, den Gang der Entwicklung Schritt für Schritt zu verfolgen.

Die in dem Raume (*C* Fig. 8) ursprünglich aus einer oberen und einer unteren Hälfte bestehende Blastenschicht furcht sich noch einmal, die Furehungsstelle wird zu einer rundlichen Öffnung und diese später zum *Foramen intervertebrale*.

Über die Bildung der Gelenksfortsätze habe ich keine Untersuchung angestellt.

Die Entwicklung des ersten und zweiten Halswirbels erfolgt in einer von dem bisher beschriebenen Gange abweichenden Art; diese soll in den folgenden Zeilen näher aus einander gesetzt werden; hierbei muss ich auf eine meiner früheren Figuren zurückgreifen.

In der 12.* Figur sei eine Ansicht des Kopfendes eines Schaf-Fötus wiedergegeben, in der man bei 1, 2, 3 der Reihe nach das Vorder-, Mittel- und Hinterhirn wahrnimmt; bei 4 bemerkt man das kuglige Blastem des obersten Theiles der Rumpfsäule, in dessen Innersten der oberste Theil des Rückenmarkes entsteht. Dies zur vorläufigen Orientirung. Von *m* nach *n* und *o* sieht man die Knochenmasse der Schädelbasis verlaufen und namentlich stellt *n*, *o*, wie aus meiner vorhergehenden Abhandlung bekannt ist, den Grundtheil des Hinterhauptbeines dar. Ich werde im Folgenden bloß die beiden Blastemkugeln 3 und 4 betrachten. Sie sind in der 13. Figur mit dem bereits entwickelten Basilartheile *n*, *o* des Hinterhauptbeines dargestellt.

Die beiden Blastemkugeln 3 und 4 bilden dort wo sie zusammen treffen eine ringförmige, in einem senkrechten Durchschnitte dreiseitige Furche (*p*, Fig. 13), welche zur Aufnahme plastischer Masse bestimmt ist. Bald sieht man an senkrechten Längenschnitten des Schädels in dieser Furche ein elliptisches Blastem (*p*, Fig. 14) entwickelt, und ist dies der Durchschnitt des Blastems vom Körper des ersten Halswirbels. Indem dann das Blastem 4 durch eine senkrechte Furehung in eine vordere und hintere Hälfte zerfällt (Fig. 14), trennt sich der Körper (*A*, Fig. 14) des zweiten Halswirbels von den übrigen Massen ab. Isolirt man ihn sammt dem Blasteme des ersten Halswirbels, so erhält man die 15. Durchschnittsfigur, in welcher die

Bezeichnung mit jener der vorausgegangenen Figur gleichbedeutend ist. Hier sieht man an dem Blasteme des 2. Halswirbels *A* einen oberen Theil *a*, den künftigen Zahnfortsatz, und einen unteren Theil *b*, den eigentlichen Körper des 2. Halswirbels.

Nimmt man eine Ansicht der beiden Blasteme 3 und 4 von der vorderen Seite des Fötus, so sind sie in der 16. Figur als senkrechter Querschnitt zu sehen. In der ringförmigen Mulde zwischen beiden Blastemen sieht man wieder das Blastem *p* des ersten Halswirbels, während sich 4 mit den angrenzenden Blastemschichten in den Körper des 2. Halswirbels umwandelt. Isolirt man diese beiden Theile vom Blasteme 3 (Fig. 17), so hat man bei *p* den durchgeschnittenen 1. Halswirbel; *A* stellt den 2. Halswirbel dar, der an seinem oberen Ende den breiten und kurzen Zahnfortsatz *b* trägt, an dem die Trennung von Kopf und Hals noch nicht zu sehen ist. So weit habe ich die Entwicklung dieser Wirbel an Schaf-Embryonen verfolgt. — Eine Seitenansicht des 2. Halswirbels findet sich in der 18. Figur; eine Frontansicht des 1. Wirbels (gleichfalls von einem Schaf-Fötus) in der Figur 19. Sie hat die Form des ringförmigen Raumes *p* der Figur 16.

Die weitere Ausbildung der einzelnen Theile dieser Wirbel geht wieder mit Hilfe von Blastemfurchungen oder Theilungen vor sich. So sieht man Fig. 19 an der vorderen Hälfte des 1. Halswirbels deutlich genug eine Abtheilung in 3 Stücke, welche in den ersten Stadien der Entwicklung noch nicht zu erkennen waren; so zeigt ferner derselbe Halswirbel von seiner oberen Seite aus betrachtet (Fig. 20) ein Mittelstück und zwei seitliche Theile, welche letztere nach Art von entwickelten Keimen periphere und centrale Lagen deutlich von einander geschieden zeigen. So hat der Körper des 2. Halswirbels noch bei schon mehr entwickelten Schwein-Embryonen (Fig. 21) eine deutliche Abtheilung in zwei seitliche Hälften *A* und *A'*, und auch die spätere Gestalt des Zahnfortsatzes dürfte in einer solchen Furchung begründet sein. Bei Schafen hat der Körper des 2. Halswirbels wieder eine andere Form (Fig. 22) und diese dürfte das Ergebniss einer longitudinalen und transversalen Furchung sein. Hier bleibt dem Detailstudium noch viele Arbeit überlassen und je mehr man in die Sache dringt, desto mehr überzeugt man sich über das Durchgreifen eines obersten Entwicklungsgesetzes und die mathematisch genaue Durchführung der Entwicklungsformen.

Über die Entwicklung der Rippen sowohl wie des Brustbeines habe ich wenig Beobachtungen gemacht; ich werde dieselben im Folgenden kurz erwähnen. Diese Entwicklung greift übrigens in die ersten Perioden des Fötuslebens zurück.

Es sei in der 23. Figur ein Querschnitt durch den Fötusleib dargestellt, der in die Mitte der künftigen Brustgegend fällt. Dieser Querschnitt entsteht aus drei blasenähnlichen Keimen, *A* (dem Rumpfsäulekeim) nebst den Körperblasen *B* und *B'*, die in der bekannten Weise mit einander verbunden und zugleich von einander getrennt sind. In den Wänden der Keime *B* und *B'* entstehen die Rippen sammt dem Brustbeine, an der äussersten Peripherie derselben die Muskel, die zu diesen Knochenstücken gehören. Der Raum nun, welcher von *a* nach *b* verläuft, gehört einem Blasteme an, welches genetisch von demjenigen verschieden ist, das von *b* nach *c* verläuft. Diese genetische Verschiedenheit spricht sich auch an der entwickelten Rippe durch Formverschiedenheiten aus und das Stück Blastem *a, b* wird zum hinteren Endstücke der Rippe, welches den Kopf, den Rippenhals bis zu dem *Angulus costae* enthält; das Stück *b, c* dagegen wird zum Mittelstück der Rippe. Demzufolge hat auch das hintere Endstück der Rippe eine nach innen keulenartig verdickte Form (man sehe *ab*, Fig. 24), aus der sich dann erst später durch eine transversale Furchung der Rippenkopf vom Halse ablöst. Von *c* nach *d*, Fig. 23, ist wieder eine von der übrigen Blastemschicht verschiedene Bildungsmasse, und diese entwickelt sich zum Brustbein.

Das Brustbeinblastem richtet sich, was die Form betrifft, ganz nach der Beschaffenheit des Muldenraumes *cd*, Fig. 23. Dieser ist aber der Querschnitt einer nach der Längenrichtung des Fötus verlaufenden kreuzförmigen Furchung, welche in der 26. Figur bei *m, n, o, p* schematisch dargestellt ist. Das Brustbeinblastem *A* erscheint daher bei Schaf-Embryonen in der Form *m, n, o, p*, Fig. 25, und scheint sonach aus zwei nach unten divergirenden Hälften zu bestehen. Sein ursprüngliches Blastem ist ungetheilt; behufs der weiteren Ausbildung entsteht aber zuerst eine Längenfurchung, hierauf mehrere Quersfurchungen, und so gewinnt es allerdings den Anschein, als entstände es aus 2 Hälften, die von den Seiten gegen die Mitte hin wachsen. In die Einzelheiten der Entwicklung und spätere Ausbildung werde ich zu einer anderen Zeit eingehen können.

Nun kann ich nicht umhin, den bisherigen praktisch dargestellten und beobachteten Fällen noch eine theoretische Erörterung beizufügen. Denkt man sich (Fig. 27) ein plattrundliches Blastem einer Furchung und bald darauf mehreren parallel laufenden Furchungen unterworfen (Fig. 28), so erscheinen, wenn die Furchungsmassen an den Berührungsstellen leicht abgeplattet gezeichnet werden, eine Reihe über und neben einander liegender Blasteme 1—7, von denen die Blasteme 2, 4, 6 in die Zwischenräume der sägeartig an den vorderen Rändern gestalteten Blasteme 1, 3, 5, 7 eingreifen (Fig. 29), und die Bildung aller sägeartig gestalteten und in einander greifenden Muskeln wäre hiernit auf's Einfachste erklärt, die etwaigen Abweichungen von der starren schematischen Form unterliegen keiner Schwierigkeit mehr. Das Ganze bedarf übrigens, ich wiederhole es erst der Bestätigung durch die Erfahrung.

Dagegen habe ich über die Entstehung anderer Muskel Beobachtungen gesammelt. Es sei die schematische Figur 30 die eines Säugthieres von der Rückenfläche aus gesehen; der Leib besteht hier noch aus zwei seitlichen blasenartigen Gebilden, die in der Mitte sich berühren und in der dadurch erzeugten Rinne das Rückenmark- und Hirnblastem aufnehmen; der vordere oder der obere Theil dieser Rinne (*a, b, c, d, e*) ist, soweit er von dem Hirn-Rückenmarksblasteme nicht erfüllt ist, mit einer ganz durchsichtigen und farblosen Blastemmasse gefüllt, welche jedoch bald Form erhält und in der Mitte einer Längenfurchung unterliegt. So entsteht die Figur *a, b, c, d, e* Fig. 31, und die ersten Umrisse des Cucullar-Muskels sind dadurch vorgezeichnet, seine Lage und seine Verhältnisse zu anderen Theilen damit genau gegeben. Ich werde bei mehreren Gelegenheiten noch auf die Muskelentwicklung zurückkommen.

Im Nachfolgenden werde ich mich mit der Entwicklung der Extremitäten im Ganzen sowohl wie auch der einzelnen Theile beschäftigen und ich beginne mit der Darstellung des Entwicklungsganges der oberen Extremität, mit der Schulter.

Die erste Form der oberen Extremität erscheint von der Seite aus gesehen als ein plattrundliches, in der Mitte anders als an der Peripherie gefärbtes Blastem (Fig. 32), das mithin bereits durch einen Furchungsprocess in einen Keim sich umgewandelt hat. Durch eine abermalige Furchung im Innern des Keimes entsteht die Figur 33 und hierdurch scheiden sich das Schulterblastem *A* von dem Extremitäten-

blasteme *B*; zwischen beiden entsteht ein kleines Blastem (*C*), das zur Entwicklung eines Muskels, wie unten gezeigt werden soll, bestimmt ist. Durch die Heranbildung dieses Blastems *C* werden die beiden unteren Enden der Blasteme *A* und *B* von einander entfernt; der vordere Rand des Blastems *A* wird entweder geradlinig oder selbst concav; zugleich unterliegt das Blastem *A* einer abermaligen Furchung, wodurch zwei weitere Abtheilungen *A'* und *A''*, Fig. 34, entstehen, worauf die hintere Abtheilung *A'* sich rasch vergrößert, so dass nun das ganze Blastem in der Form der Figur 35 erscheint. An Querschnitten, die nach der Linie *a b*, Fig. 35, geführt werden, sieht man bereits eine neue Theilung, Fig. 36, wodurch an dem vorderen Ende des Blastems *A''* eine Mulde *b* entsteht, welche bald durch weitere Furchungen sich vergrößert. Das Blastem *A* zerfällt, Fig. 36, auf einem Querschnitte demnach in 3 Abtheilungen, eine äussere *R*, eine mittlere Schicht *a, b*, und eine innere dem Körper des Fötus anliegende Schicht *R'*. Durch eine weitere Furchung des Blastems *R* sind nun (Fig. 37, ein Aufriss) zwei neue Blasteme *R''* und *R'''* im ursprünglichen Schulterblasteme entstanden, zugleich hat sich der Raum *b* vergrößert. Er stösst an eine ähnliche Mulde *m* am Oberarmblasteme *B*, welches inzwischen durch eine Furchung in eine vordere und hintere Abtheilung *B'* und *B''*, so wie in eine dazwischen liegende Muldenmasse *m, n* zerfallen ist. Alle diese Furchungen sind aber äusserlich nur angedeutet, und nur im Innern tiefer greifend, so dass sie nur an Durchschnitten in ihrer ganzen Ausdehnung gesehen werden können und das Schulter-Oberarmblastem demnach von der äusseren Seite die Form der 38. Figur darbietet. Inzwischen haben die einzelnen Blastemmassen bereits eine Bedeutung erhalten. Das Blastem *R''* (rechte Schulter, äussere Fläche) bildet den Obergrätenmuskel; das Blastem *R'''* den Untergrätenmuskel; das Blastem *C*, welches Schulterblatt und Oberarm zu verbinden scheint, wird zum langen Kopf des dreiköpfigen Armmuskels; das Blastem *B''* bildet die beiden anderen Köpfe dieses Muskels; das Blastem *B'* ist die vereinigte Muskelmasse an der vorderen Seite des Oberarmes.

Entfernt man nun die äussere Lage plastischer Masse *R* (Fig. 36), so kommt man auf das in der Furehe *a, b* lagernde Blastem, welches das Blastem des eigentlichen Schulterblattes ist. Dieses Blastem hat in Folge der früher bemerkten weiteren Furchung die in der 37. Figur

angegebene Gestalt angenommen. Mittlerweile ist aber auch in der Mulde *b* ein rundliches Blastem entstanden, an das sich ein anderes Blastem anschliesst, das in der Fureche verläuft, dessen Seitenansicht bei *m*, *n* zu sehen ist. Hebt man diese drei der Reihe nach hinter einander liegende Blasteme aus den sie umgebenden und theilweise bedeckenden Theilen hervor, so erhält man die 39. Figur; hier ist *R* das Blastem des Schulterblattes, *S* das Blastem des oberen Gelenkendes vom Humerus, *T* das Mittelstück des Oberarmknochens selbst. An das Blastem des Schulterblattes schliesst sich ein dünner Knorpelstreif *f*, *g* an, der der allgemeinen Umsäumung der 37. Figur angehört; von *d* nach *e* erhebt sich senkrecht auf die Ebene von *R* eine knorpelige Blastemschicht, welche in der Fureche *d*, *e* der 37. Figur sich entwickelte und bei dem Punkte *e*, wo die horizontale mit der senkrechten Furechung zusammentrifft, ihr Ende erreicht. Diese Blastemschicht *d*, *e* wird zur *Spina scapulae*, der Hals des Schulterblattes endigt vorne in der Gelenksgrube *b*, *c*, in welche das obere Ende *S* des Oberarmknochens genau einpasst.

Da vor der Ausscheidung des Schulterblattblastems auch eine Furechung nach der Richtung von Fig. 35 vorausgegangen ist, so zerfällt das ganze Schulterblattblastem in drei genetisch von einander verschiedene Theile; nämlich das Stück *b*, *c*, Fig. 40, welches den Gelenktheil des Schulterblattes enthält und selbst wieder nach hinten eine kleine Einkerbung als Rest der horizontalen Furechung zeigt; das Stück *c*, *d*, welches der verticalen Fureche *m*, *n* der 35. Figur entspricht, und das grösste Stück *e*, *d*, welches am vorderen Rande eine leichte Einkerbung als Überbleibsel der horizontalen Furechung zeigt und an seinem hinteren Rande den Knorpelstreif *f*, *g* aufliegen hat. Diese verschiedenen Abtheilungen machen sich auch bei der späteren Entwicklung und Ausbildung geltend, und der Raum *c*, *d* bleibt in seiner anfänglichen Gestalt, er verknöchert zuerst, und der erste Knochenpunkt hat sonach die in der 41. Figur angedeutete Form *c*, *d*, *h*, *k*. So sind die Verhältnisse bei Schaf-Embryonen; bei Schweinen finde ich das Blastem des Schulterblattes mit seinem ersten Knochenpunkte von der Form der 42. Figur, welche zur Erklärung nicht vieler Worte bedarf. Bei Menschen sind die Hauptverhältnisse ähnliche, nur in der Ausführung untergeordneter Theile zeigen sich kleine Verschiedenheiten, deren Erklärung auf keine besonderen Schwierigkeiten stösst.

Das Akromium hat einen ähnlichen Ursprung wie die Schulterblattgräte. Durch die kreuzweise Furchung des Schulterblastems, Fig. 37, zerfällt die Furehe *d, l* in zwei Theile, von denen der hintere *d, e* der längere ist und zur Bildung der Spina Veranlassung wird, der vordere kürzere aber *e, l* sich gegen den künftigen Gelenktheil des Schulterblattes mehr öffnet. In dieser Furehe *e, l* bildet sich nun das Blastem des Akromiums, das anfangs die Form dieser Fureche darbietet und daher von der Form *e, l* der 43. Figur erscheint. Da es übrigens nur den äusseren Theil dieser Fureche einnimmt, so muss es von dem Schulterblattblastem absteigen, und das ganze Schulterblattblastem von seiner oberen Seite aus gesehen bietet daher die Form der 44. Figur, wo *A* das Schulterblatt bedeutet, die anderen Bezeichnungen aber jenen der vorhergehenden Figur entsprechen.

Übrigens verknorpelt und verknöchert das Blastem des Akromiums nur spät und während die Spina eine Knochenadel darstellt, ist das Akromium noch knorpelig.

Der Rabenschnabel-Fortsatz ist schon frühzeitig entstanden und seine Ausbildung scheint mit den ersten Blastemfurchungen im Zusammenhange zu stehen; beim Schaf-Fötus tritt er namentlich anfänglich sehr markirt hervor und erscheint als ein gekrümmter Knorpelfortsatz (*b, m*, Fig. 40) am Gelenksende des Schulterblattblastems. Über die Entstehung desselben fehlen mir jedoch speciellere Erfahrungen.

Während das Schulterblastem diese Reihe von Veränderungen durchgemacht hat, sind auch in dem Oberarmblasteme (*B*, Fig. 34) neue Theilungen vor sich gegangen und so hatte sich eine obere Abtheilung *B* von der unteren *B'''* getrennt (Fig. 35). Die erste derselben theilt sich wieder in die beiden Abtheilungen *B'* und *B''*, von denen bereits die Rede war; die zweite derselben, nämlich *B'''*, verlängert sich vorzüglich in der auf das Blastem *B* senkrechten Richtung, unterliegt gleichfalls einer Längenfurchung, und die obere Extremität sammt der Schulter zeigt dann die Form der Figur 35. Hierauf folgt rasch eine weitere Theilung des Blastems *B'''*, wobei das am Ende liegende Blastem wieder in einer auf *B'''* senkrechten Richtung sich verlängert und der ganze Keim der oberen Extremität nimmt dann die in 46 abgebildete Gestalt an. Ich erachte es von nun an für zweckmässiger, die Blasteme durch Namen und Zahlen von einander zu unterscheiden, und so bedeutet (Fig. 46) 1 das Schulterblastem, 2 das Oberarmblastem, 3 das Vorderarmblastem, 4 das Blastem der Hand.

Durch die Längenfurchung der Blasteme 1 und 2 bildet sich zwischen diesen beiden an ihrer Berührungsstelle ein vierseitiger, später rundlicher Raum, in welchem dann auch ein rundliches Blastem *b* (Fig. 37) entsteht, welches wieder einer Furchung unterliegt, so dass es dadurch in zwei Theile *a* und *b* (Fig. 46) zerfällt. Die eine dem Schulterblatte genau anliegende und in die Gelenksvertiefung desselben eingepasste Abtheilung *a* wird zum Gelenkkopf des Oberarmknochens, die zweite nach vorne liegende Abtheilung *b* vergrössert sich sehr rasch, furcht sich wieder und bildet zwei mit einander zusammenhängende Höcker. Diese zweite Abtheilung bildet die beiden Muskelhöcker des Oberarmknochens, die anfänglich an Grösse einander völlig gleich sind und den Oberarmkopf an Grösse bedeutend überragen.

Behufs der weiteren Darstellung der Entwicklung des Oberarmes wird es aber nothwendig, die beiden Blasteme 2 und 3 mit einander und in einem etwas vergrösserten Mafsstabe zu betrachten; sie sind beide in der 47. Figur dargestellt. Jedes dieser beiden Blasteme zeigt von der äusseren Seite her betrachtet eine Längenfurchung, welche aber auf einem nach der Linie *m, n* geführten Durchschnitte als eine doppelte und gekreuzte Furchung im Innern erscheint (Fig. 48). Dieser durch Furchung abgegrenzte Raum *r* (Fig. 48) ist es nun, welcher das Blastem für das Mittelstück des Oberarmknochens enthält, während die Stelle *e*, wo die Furchen der Blasteme 2 und 3 zusammentreffen (Fig. 47), mit einem rundlichen Blasteme ausgefüllt wird. Denkt man sich nun das Blastem des Oberarmes nach der Linie *m, n* (Fig. 48) der Länge nach gespalten, so erscheint es aus mehreren genetisch von einander verschiedenen Theilen. Die beiden Gelenktheile *b* und *c* gehören zu Blastemen, die sich ganz unabhängig und abgetrennt vom Mittelstücke des Oberarmblastems entwickeln; sie sind die künftigen Epiphysen, und es ist sonach deren Abgrenzung von dem Mittelstücke in der Entwicklungsgeschichte wohl begründet. Dies gilt übrigens von allen Röhrenknochen, und die Darstellung, welche ich hier von der Entwicklung des Oberarmbeines gebe, gilt *mutatis mutandis* auch von den anderen Knochen der Extremitäten.

Zu dem in der 49. Figur dargestellten Blasteme des Oberarmes tritt aber noch ein zarter nach aussen von einer geraden Linie begrenzter Blasenstreif *m, n* (Fig. 50) hinzu, welcher den beiden

Blastemen B' und B'' angehört und sich mit dem Oberarmblasteme zu Knochenmasse umwandelt. Da dies von allen Seiten geschieht, so erhält das ganze Oberarmblastem, wenn es von allen Umgebungen isolirt wird, die 51. Figur. Der beiderseits naturgetreu abgezeichnete dunkle Streif m, n , der nach innen convex einbiegt, ist die künftige Corticalsubstanz des Oberarmknochens. In der Entwicklungsgeschichte liegt sonach der Grund für die eigenthümliche Figur der Rindensubstanz langröhriger Knochen, welche bekanntermassen in der Mitte am dicksten ist und gegen die beiden Epiphysen sich allmählich zusehmälert.

Indem nun aber die Blastemmassen B' und B'' , welche das künftige Oberarmblastem allseitig umschliessen, sich in Keime umwandeln, mithin deren periphere Lage von der centralen Schicht sich trennt (Fig. 50), bildet sich zunächst an der künftigen Rindensubstanz des Knochens noch eine hautartige, anfänglich ganz durchsichtige Blastemschicht (Fig. 52), welche sich auch in der That zu einer Membrane umstaltet. Diese Blastemschicht wird zum Periost.

Das Blastem des Mittelstückes vom Oberarmknochen zerfällt durch eine abermalige quere Furchung in zwei Hälften (Fig. 50), die demnach in der Mitte des Oberarmknochens mit zwei convexen Linien an einander stossen. Der zwischen den beiden Blastemen zurückgebliebene freie Raum (a, b , Fig. 52) wird nun zum ersten Verknöcherungspunkt, der diese seine ursprüngliche Gestalt noch lange beibehält.

An anderen Röhrenknochen scheiden sich Rinde und Mark in ähnlicher Weise von einander ab, und ebenso nimmt der Verknöcherungspunkt in den meisten Röhrenknochen die eben angegebene Form.

Übergeht man zu dem unteren Ende des Oberarmknochens, so stösst man bei Schafen zuerst auf die in 53 angegebene Gestalt c . Man sieht hier die bereits eingetretene Theilung in die Condyli und die Gelenksfläche, welche letztere durch eine weitere Furchung in zwei Theile zerfällt. Betrachtet man das Oberarmblastem sammt dem dabei befindlichen Blasteme des Vorderarmes von der Rückseite, so sieht man zwischen die bereits von einander getrennten beiden Condyli c (Fig. 54) ein ellipsoides Blastem d eingetragen, welches das künftige Olecranon von der Rückseite darstellt. Die weitere Entwicklung des Olecranums so wie des ganzen oberen Endes kann am günstigsten in einer Seitenansicht dargestellt werden. Die

Zeichnung 33 zeigt das Blastem des Ober- und Vorderarmes, nachdem sich bereits das Oberarmblastem mit den beiden Epiphysen ausgeschieden hatte. An der Rückseite beider Blasteme sieht man eine dreiseitige Mulde *d*, dessen Blastem sich zum späteren Olecranon entwickelt. Letzteres hat daher, in einer Seitenansicht aufgenommen, die Form dieses Raumes *d* mit abgerundeten Enden (Fig. 37); von der Rückseite gesehen die Form des Raumes *d* (Fig. 36) mit abgerundeten Ecken, daher die elliptische Gestalt der 34. Figur. Die am Vorderarmblasteme verlaufende Furchung *e, f* (Fig. 36) ist wieder zur Aufnahme eines Blastems geschickt und bestimmt, nämlich zu jenem des Ellbogenbeines; nimmt man eine Seitenansicht (Fig. 33), so beginnt diese Furchung hinter dem Condylus *e* des Humerus, dem sie genau anliegt bei *e*, verläuft unter einer leichten Biegung nach unten und dann nach vorne; genau in derselben Richtung verläuft auch das Ellbogenblastem, das nun, von allen übrigen Theilen getrennt, in der 37. Figur abgebildet ist. Die Vertiefung bei *e* ist die obere Gelenkfläche des Ellbogenbeines und zur Aufnahme des Humerus bestimmt. So sind die Entwicklungsverhältnisse bei Schaf- und Schwein-Embryonen. Das Ellbogenbein besteht sonach aus vier genetisch von einander verschiedenen Theilen, dem Mittelstücke *g*, den Epiphysen *f* und *e*, an welche letztere das Olecranon *d* sich anfügt und bald mit *e* zu einem untrennbaren Ganzen verschmilzt. Das vordere Ende bei *f* verläuft in einer gleich zu erwähnenden Weise.

Das Mittelstück *g* trennt sich bald wieder in eine vordere und hintere Hälfte. Das zwischen beiden Hälften befindliche Blastemstück bildet den ersten Knochenpunkt, dessen Form mithin wieder eine genau bestimmte, scharf abgegrenzte ist.

Nach dieser ersten Abgrenzung, deren Resultat die Bildung des Ellbogenbeines ist, entsteht noch in dem Winkel *h* zwischen Vorderarm- und Handblasteme ein rundliches Blastem, das später verknöchert und an einem Theile des zum Raume *e, f*, Fig. 35, gehörigen Blastems zusammenhängt. Dieses rundliche Blastem *h* wird beim Menschen zum *Os pisiforme*, beim Schaf-Fötus zum dreieckigen Beine der Handwurzel. Hierauf folgt in dem noch übrig gebliebenen Blasteme 3 sowohl wie auch in 4 — dem sogenannten Handblasteme — eine weitere longitudinale Furchung (Fig. 38), wodurch sich zwischen beiden ein ungleich vierseitiger Raum *r* abgrenzt, der bald darauf eine rundliche Gestalt erhält (Fig. 39). Dieser Raum *r* ist zur Bildung der

Handwurzel bestimmt; er schliesst sich alsobald gegen die anderen anliegenden Blasteme ab, erreicht in kurzer Zeit eine bedeutende Breite. Die Mulde *m, n*, Fig. 38, welche man sich im Innern des Blastems 3 gelagert denken muss, ist zur Entwicklung der Speiche bestimmt, und die Form dieser Mulde bestimmt auch die Form des künftigen Knochens. Nimmt man daher bei einem Schaf-Fötus die Blasteme beider Knochen sammt dem Handwurzelkeime aus der übrigen Blastenmasse heraus, so haben sie die in der 60. Figur angegebene Gestalt. Das vordere Ende *a* des Radiusblastems ist seiner ganzen Entstehungsart zufolge breiter als das hintere und auch weiter vorgeschoben als das vordere Ende des Blastems vom Ulnarbeine (beim Schafe dem Griffelbeine). Nach der ersten Ausscheidung des Blastems für den Radius (das Schienbein beim Schafe) beginnt in dem Mittelstücke desselben wieder die Abtheilung in zwei Hälften, eine vordere und eine hintere Hälfte, und damit die Ausscheidung des ersten Knochenpunktes *b*, Fig. 60; der erste Verknöcherungspunkt des Radius liegt daher weiter nach vorne als jener des Ellbogens, — ein Umstand, der nicht blos theoretisch angenommen ist, sondern leicht nachgewiesen werden kann.

Bevor ich weiter gehe, muss ich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, dessen Erklärung nur in der Entwicklungsgeschichte gefunden werden kann.

Nimmt man Fig. 61 einen Durchschnitt eines rundlichen Blastems mit einer doppelten Furchung, so entstehen fünf mit einander parallel laufende Mulden; eine centrale von vierseitiger Durchschnittsfigur und vier an der Peripherie befindliche, deren Durchschnittsfiguren dreieitig sind. Verfügt man über diese Mulden und die an dieselben sich anschliessenden Furchen in der Art, dass man einzelne Furchen bestehen, andere dagegen wieder verschwinden lässt, so erhält man z. B. die Figuren 62, 63. Die in den zurückgebliebenen Furchen befindlichen Blastemmassen unterliegen einer Metamorphose, welche von jener der umliegenden Blasteme verschieden zu sein pflegt. Das Blastem *a* der 62. Figur kann sich z. B. zu einem dreikantigen Knochen, das Blastem *b* zu Blutgefässen entwickeln; dann wird die zwischen beiden Blastemen befindliche Furehe dem Anheftungstheile der *Vagina vasorum* entsprechen. So wird der fast nie fehlende Zusammenhang zwischen der Gefäss-Scheide und der nächstliegenden Kante röhrender Knochen durch die Entwicklungs-Geschichte erklärt und begründet.

Angenommen ferner, die Blasteme *a* und *c* der 63. Figur entwickeln sich zur Knochenmasse, so könnte das zwischen beiden befindliche streifenartig sich hinziehende Blastem zum *Ligamentum interosseum* sich unbilden. Der Umstand, dass zwei durch ein *Ligamentum interosseum* verbundene Knochen ihre scharfen Kanten einander zuwenden und an diesen eben durch das Zwischenknochenband zusammenhängen, findet in der Entwicklungsgeschichte seine natürlichste Erklärung.

Die eben besprochenen Umstände sind nun nicht vielleicht eine durch nichts begründete müßige Erfindung, sondern sind aus Naturanschauungen unmittelbar hervorgegangen. So ist z. B. die 64. Figur ganz geeignet, diese mit der ursprünglichen Blastemfurchung verbundene Raumbenützung und Vertheilung darzuthun. Man sieht hier bei *a*, *b* einen Querdurchschnitt durch die Fesselbeine eines Schaf-Fötus, bei *c* und *d* die durch eine Furche mit einander verbundenen Räume, an welchen die Sehnen der Beuger und Strecker für die Phalangen sich entwickeln. Derartige Durchschnitte habe ich viele angefertigt und ich füge noch Durchschnittefiguren von menschlichen Extremitäten (Vorderarm beim Fötus) hinzu (Fig. 65), deren Betrachtung gewiss unwillkürlich an die Figuren 62, 63 erinnert.

Auch die Entwicklung des Handwurzelblastems hat inzwischen bedeutende Fortschritte gemacht. Betrachtet man eine noch ganz unversehrte und frische Extremität eines Schaf-Fötus unter dem Mikroskope bei durchgehendem Lichte, so ist an der Stelle der künftigen Handwurzel ein ganz deutlich abgegrenzter rundlicher Fleck, der vor- und rückwärts in eine feine Furche ausläuft. Eine der nächsten Metamorphosen des Handwurzelblastems ist seine Furchung, die hier wieder eine doppelte und kreuzförmige ist. Nach dieser Furchung entstehen im Innern des Handwurzelkeimes rasch fünf neben einander liegende rundliche Blastemmassen und so erscheint die Figur 66, wo *A* das Handwurzelblastem bedeutet, das eine periphere Lage abgeschlossen, in seinem Innern aber die 5 Blastemkugeln enthält. Diese kugligen Massen sind die Keime für die 5 Carpusknochen des Schafes, zu welchen noch das kuglige Blastem *a* hinzutritt, welches ausserhalb des eigentlichen Handwurzelblastems sich entwickelt hat. Diese 6 Knochenblasteme entwickeln sich der Reihe nach zu folgenden Knochen: *a* wird zum Hakenbeine, *b* zum halbmondförmigen, *c* zum

dreieckigen, *d* zum unregelmässigen Beine, *f* bildet das ungleich vierseitige, *g* das grosse Keilbein.

Die weitere Entwicklung dieser Blasteme der Carpusknochen erfolgt theils durch Abplattung der neben einander befindlichen Kugeln, theils durch weitere Furchung. In der 67. Figur sieht man bereits diese allmählich eintretende Abplattung, die 68. Figur zeigt neben der Abplattung auch die Furchung. Alle diese Umstände sind verhältnissmässig leicht zu untersuchen, wozu die bedeutende Durchsichtigkeit frischer Extremitäten von Schaf-Embryonen beiträgt.

Bei dem menschlichen Fötus erfolgt die Entwicklung der Carpusknochen zwar nach denselben Gesetzen, in der Ausführung ergeben sich aber natürlich kleine Varietäten. Fürs erste ist auch hier das Erbsenbein wie das Blastem *a*, Fig. 66, beim Schaf-Fötus ein ausserhalb des eigentlichen Carpusblastems entstandenes Gebilde, das mit dem Blasteme des Ellbogenbeines zusammenhängt. Daraus erklärt sich die isolirte Lage dieses Knochens der menschlichen Handwurzel, so wie sein Ausschluss aus der eigentlichen Gelenkkapsel. Die übrigen Knochenblasteme dagegen entstehen in folgender Weise. Die 69. Figur stelle das Handwurzelblastem nach seiner ersten Furchung dar. Man sieht hier vier neben einander liegende selbst wieder gefurchte Keime, welche paarweise mit einander verbunden und in zwei Reihen hinter einander befindlich sind. Bei der weiteren Entwicklung bleiben mehrere von diesen Furchungen, deren Endpunkte ich durch die fortlaufenden Buchstaben des Alphabetes bezeichnet habe, zurück, andere dagegen verschwinden. So vereinigt sich das Blastem des Raumes *a, g, f* zu einer einzigen Masse und entwickelt sich später zum *Os naviculare* (Fig. 70). Das Blastem des Raumes *e, f, g, h* trennt sich von den übrigen und bildet das *Os lunatum*. Fig. 70. Das Blastem *e, h, d* wird zum dreieckigen Beine. Hiermit ist die in der Gelenkkapsel enthaltene erste Reihe der Handwurzelknochen in ihrer ganzen Form beendet, und die etwa noch auftretenden Formverschiedenheiten sind unbedeutend. Die Knochenblasteme der zweiten Reihe theilen sich nach den verschiedenen Furchungen wieder, und zwar: das Stück *a, b, g* wird zu einem selbstständigen Blasteme und entwickelt sich zum *Os multangulum minus*. Von ihm trennt sich das Stück *b, c, g, h, k*, welches aus einem vorderen und hinteren Theile besteht. Der letztere ist kopfförmig abgerundet; die Seitentheile des Blastems sind dem Laufe der Furchungen

entsprechend leicht ausgehöhlt. So entsteht das *Os capitatum*, dessen Kopf sich gegen die erste Reihe der Handwurzelknochen einwölbt. Der Raum *c, k, d* entwickelt 2 Blasteme, welche aber bald zu einem einzigen verschmelzen, davon ist das vordere, grössere der Körper, das hintere kleinere der Hakenfortsatz vom Hakenbeine. Die Hauptverhältnisse sind auch hier vollendet, und etwaige Formverschiedenheiten, die bei der weiteren Ausbildung erfolgen, im Ganzen von untergeordneter Bedeutung. — Noch fehlt das *Os multangulum majus*. Sein Platz ist folgender: Die Figur 71 sei ein Durchschnitt, welcher nach der Linie *m, n* auf das Blastem 70 senkrecht geführt worden. Man sieht hier wieder die Abtheilung in ein oberes und ein unteres Blastem mit einer zu beiden Seiten erweiterten dazwischenliegenden Furche. Durch die Theilung des oberen Blastems sind drei von einander verschiedene Räume entstanden, welche denen der 70. Figur entsprechen. Es entwickeln sich nun: in dem Raume *a, r, l* das *Os multangulum majus*; in dem Raume *a, b, r, s* das *Os multangulum minus*; der Raum *b, c, s, t* bildet den vorderen Theil des *Os capitatum*; die beiden Räume *c, t, d* liefern das Blastem für das *Os hamatum*, dessen Haken bei *d* seine Spitze hat. Der untere, von der gebogenen Linie *l, r, s, t, d* begrenzte Raum wird zur Bildung der Sehnen an der Volarseite des Carpus verwendet. — Mit derselben Regelmässigkeit scheinen sich auch die Knochen des Tarsus zu entwickeln. Quer- und Längenschnitte durch denselben geben nämlich ein auf Grundlage der bisherigen Untersuchungen leicht zu erklärendes Bild; ich habe jedoch ausser ein paar mehr zufälligen Durchschnittsfiguren keine weiteren Beobachtungen hierüber angestellt und lasse daher hier eine übrigens leicht auszufüllende Lücke zurück.

An Schaf- und Schweins-Embryonen habe ich die Entwicklung des eigentlichen Handblastems untersucht. Nachdem das Handwurzelblastem sich innerhalb der Massen 3 und 4 (Fig. 66) abgeschieden hat, formt sich der Inhalt des Blastems 4 von neuem in eine rundliche oder ellipsoide Masse, wodurch vor und seitlich vom Handwurzelblasteme 2 Räume *a, a'* zurückbleiben. Indem das in diesen Räumen entstandene Blastem sich allmählich in der Richtung von hinten nach vorne vergrössert, entsteht die 72. Figur, und hiermit ist die Bildung der sogenannten Afterzehen (Schaf) angedeutet. Im Innern von *a* und *a'* entwickelt sich ein cylindrisches Knorpelblastem (Fig. 70) ganz nach den bisher angegebenen Regeln.

Der noch übrig gebliebene Theil des Handblastems zeigt aber bald darauf wieder eine longitudinale Furchung, wodurch 2 Blastemmassen m und m' (Fig. 72) entstehen, worauf dann, indem m und m' in der Richtung von hinten nach vorne über ihre ursprünglichen Grenzen hinauswachsen, das Blastem 4 beim Schaf-Fötus die Gestalt Fig. 73 darstellt. So scheidet sich die Peripherie hautartig von der inneren Blastemschicht aus, worauf eine neue Längenfurchung der letzteren eintritt. Bald darauf sieht man in jedem der so entstandenen Blasteme eine neue Abtheilung durch Furchung entstehen, und so erhält man in der 74. Figur an jeder Abtheilung ein Blastem s , bestimmt für die Entwicklung der Knochen des Metacarpus, und ein Blastem s'' welches zur Bildung der Phalangen bestimmt ist. Die beiden Blasteme s und s' unterliegen einer Längenfurchung; wo die beiden Furchungen zusammentreffen, entsteht ein vierseitiger Raum t (Fig. 75), der später rundlich wird und vorne und hinten in eine Fureche ausläuft t' . In dem für die Phalangen bestimmten Blasteme s' erscheint eine neue kreuzförmige Furchung, wodurch im Innern ein vierseitiger Raum u (Fig. 76) sich bildet, der eine mehr rundliche Form u' annimmt und sich in eine Längenfureche nach vorne und rückwärts verliert. Die Räume t' , u' entsprechen den künftigen Gelenken zwischen Metacarpus- und Carpus-Knochen so wie zwischen den Phalangen. Und überall, so viele Gelenke sich bilden, so oft wiederholt sich der eben beschriebene Furchungsprocess, so dass es nur nöthig wird, eines von den Gelenken zwischen den Phalangen nur näher zu betrachten.

Es seien in der 77. Figur zwei ellipsoide, unmittelbar einander berührende Blastemmassen, aus denen die Phalangen sich bilden, dargestellt. Im Innern eines jeden dieser Blastemmassen verläuft ein Furchungscanal in der Richtung a, b , und nicht bloß in den Hauptblastemen 1, 2, sondern auch in den weiteren Abtheilungen derselben α, α ist die periphere von der mittleren Blastemschicht abgetrennt. Die in dem Canale von a nach b verlaufende Blastemmasse behält die ursprünglichen durch Furchung entstandenen Abtheilungen bei und wird zur Knochen- und Knorpelmasse, und so entsteht die Figur 78, in der der dunkel gehaltene Theil das Knochenblastem bedeutet, das bei a' und b' an ein dünnes Knorpelblastem — der künftigen Epiphyse — sich anschliesst. Die dem Knochenblasteme unmittelbar anliegende hautartige Blastemschicht übergeht bei c von dem Blasteme 1 auf das

Blastem 2 unmittelbar nach dem Verschwinden der ursprünglichen Furche, und wird zum Periost, soweit sie dem Knochen anliegt, zur Gelenkkapsel, dort wo sie über die künftige Epiphyse, mithin bei *c*, hinübergelt. Ebenso verschwinden die Querfurchen an den äusseren Lagen der Blasteme 1 und 2 und die die Phalangen überziehenden Weichtheile gehen dann ununterbrochen über das Gelenk hinüber (Fig. 78). Tritt in dem Knochenblasteme die Verknöcherung auf, so geht derselben wieder eine Querfurchung voraus, und der erste Verknöcherungspunkt hat wieder die unter *d*, Fig. 78, angegebene Form.

Was die Formen einzelner Phalangen oder der Phalangen verschiedener Thiere betrifft, so trifft man in der Ausführung auf mehrere Verschiedenheiten. Es seien Fig. 79 die der Reihe nach hinter einander liegenden Blasteme der Finger. Nachdem sich jedes derselben durch eine Längsfurchung zur Bildung des Fingerknochens gespalten, tritt noch eine transversale Furchung ein, wodurch sich jederseits noch die Blasteme *a*, *b* an jeder Phalanx bilden. Hiervon sind blos die Blasteme *b* bleibend, sie verknorpeln und verknöchern, verschmelzen dann mit dem Hauptknochen der Phalanx und die Reihe der hinter einander liegenden Phalangen zeigt die 80. Figur, welche aus der Vergleichung mit der Fig. 79 leicht verständlich ist. So ist die Entwicklung bei Schweins-Embryonen. Bei Schafen finden sich die ursprünglichen Formen der Phalangen in der 81. Figur dargestellt. Hier erinnert die Form der Phalanx 1 an ein longitudinal gefurchtes Blastem überhaupt. Die Phalangen 2 und 3 an noch ungefurchte Blasteme, deren obere Enden durch Berührung und Abplattung mit den überliegenden Blastemen eine leichte Formveränderung erlitten haben. Die späteren Formen, welche aus diesen scharf begrenzten, stereometrisch genauen, ursprünglichen Formen hervorgehen, finden sich in einer Schafsklaue (Fig. 82) dargestellt.

Einige dieser während ihrer Entwicklung von einander getrennten Knochenblasteme verschmelzen später wieder zu einem einzigen Knochen. Dies gilt nicht allein von den Knochen-Epiphysen, sondern auch von dem Ellbogenbeine und dem Radius, welche bei Schafen fast zu einem einzigen Knochen sich verbinden.

Die Blastemmasse, welche nach der Ausscheidung des Knochenblastems zurückbleibt, entwickelt sich zur Haut, Musculatur, zum Sehngewebe, überhaupt zu den die Knochen umgebenden Weichtheilen. So sind namentlich die Räume *m* und *m'*, Fig. 76, beim

menschlichen Fötus zur Bildung von Zwischen-Knochenmuskeln und hiermit auch der Grund der doppelten Fiederung dieser Muskeln bestimmt, gegeben.

So einfach sich diese Entwicklungs-Verhältnisse gestalten, so einfach sind auch die numerischen Verhältnisse. Da der Knochen mit den ihn umgebenden Weichtheilen aus einem Blasteme hervorgegangen ist, so stehen die Durchmesser der weichen und harten Theile zu einander, so wie die Durchmesser der verschiedenen Abtheilungen des Knochenblastems in höchst einfachen Beziehungen. Nimmt man daher an einem in der Entwicklung begriffenen Fingerblasteme, oder an einem neu zu bildenden Knochen die Durchmesser der verschiedenen Abtheilungen, so wiederholen sich die einfachsten Verhältnisszahlen wie 2, 3, 4. Mit der weiter vorrückenden Entwicklung ist aber dann eine so häufige Schichtenspaltung verbunden, dass die Sicherheit der Rechnung darunter leidet, daher nur Präparate aus den ersten Entwicklungs-Terminen zu solchen Rechnungen und Bemessungen benützt werden sollen. Um die Einfachheit dieser Relationen der Durchmesser darzuthun, habe ich einige Messungen an Schaf- und Katzen-Embryonen vorgenommen.

Ich habe an den untersten Phalangen der noch vollkommen durchsichtigen Pfoten von Katzen-Embryonen die Dicke der einzelnen über und neben einander liegenden Blastemschichten gemessen und theile diese Messungen mit den auf dem bekannten Systeme basirten Berechnungen mit. Die Form dieser Phalax findet sich in der 83. Figur gezeichnet. Es ergaben sich hierbei folgende Masse:

$$\begin{aligned} 1. \text{ Fall. } ab &= 211\cdot0 \\ cd &= 183\cdot0 \\ ef &= 158\cdot0 \\ gh &= 121\cdot0 \\ ik &= 82\cdot0. \end{aligned}$$

Hieraus berechnet sich (mit $n=4$) der Markraum $A=52\cdot5$; $B=52\cdot5$; $C=106\cdot0$; folglich ist:

$$C + \frac{B-1}{4} + 1 = 120 = gh,$$

ferner

$$\begin{aligned} C + B &= 158\cdot5 = ef \\ C + B + \frac{A-1}{2} &= 184\cdot25 = cd. \end{aligned}$$

Die gefundene Dicke des Knochens gh wieder in 3 Theile zerlegt, gibt $A = C = 40$; $B = 41$; folglich $C + B = 81.0 = ik =$ dem Markraume des Knochens.

$$\begin{aligned} 2. \text{ Fall. } ab &= 229.5 \\ cd &= 208.5 \\ ef &= 172.0 \\ gh &= 116.5 \\ ik &= 74.0 \end{aligned}$$

folglich mit der Zerlegung in 4 Theile $A = B : 57.1$; $C = 115.2$; mithin ist

$$\begin{aligned} C &= gh \\ C + B &= 172.3 = ef \\ C + B + 2 \frac{(A-1)}{3} &= 209.4 = cd. \end{aligned}$$

Die gefundene Dicke des Knochens $gh = 116.5$ mit $n = 3$ zerlegt gibt $A = C = 38.5$; $B = 39.5$ und hierauf folgt $C + B = 78 = ik$, dem Markraume der Phalanx.

$$\begin{aligned} 3. \text{ Fall. } ab &= 235.0 \\ cd &= 200.0 \\ gh &= 147.0 \\ ik &= 109.0, \end{aligned}$$

folglich (mit $n = 2$) ist $A = B = 58.5$; $C = 118.0$, folglich ist:

$$\begin{aligned} C + \left(\frac{B-1}{2}\right) &= 146.75 = gh \\ C + B + \left(\frac{A-1}{3}\right) + 1 &= 196.66 = cd. \end{aligned}$$

Die gefundene Dicke gh des Knochens lässt sich mit $n = 2$ in vier Theile zerlegen und hierdurch erhält man: $3\left(\frac{gh-1}{4}\right) = 109.5 = ik$ dem Durchmesser des Markraumes vom Knochen.

In allen den drei Fällen erkennt man als äusserste Schicht die Blastenlage der Cutis; die darauf folgende Schicht bildet den *Paniculus adiposus*, hierauf folgt das Periost, dann der Knochen, in welchem man wieder Rinde und Marksubstanz von einander getrennt findet. Die Entwicklung aller dieser Theile geht immer in der Richtung von aussen nach innen von Statten, so entsteht die Sehnen Scheide früher als die Sehne; die Muskelscheide ist bereits eine deutlich gesonderte Lage, während das Muskelblastem aus seinem ursprünglichen, ganz homogenen Zustande noch kaum herausgetreten ist u. s. f.

Auch an Querschnitten durch die Extremitäten ergeben sich für die Berechnung sehr günstige Verhältnisse, nur müssen diese Schnitte mit grösster Sorgfalt angefertigt werden, da sich sonst nur zu leicht Störungen in Form und Lage herausstellen, die auf das Resultat der Messung nicht ohne Einfluss bleiben können. Solche Querschnitte durch die Mittelhand z. B. bei Schafen geführt, haben die in Fig. 84 angegebene Form. Man hat hier bei ab die Durchschnitte der Blasteme der Metacarpusknochen, bei $a'b'$ die Durchschnitte einer Sehne; überall ist bereits Pheripherie und Markraum (Scheide und eigentliche Sehne, oder Rinde und Mark des Knochens) geschieden. Ich gebe hier die Messungen zweier Fälle:

Es war im 1. Falle $mn = 436\cdot0$

$$op = 301\cdot0.$$

Nun ist (mit $n = 2$ berechnet) $A = B = 108\cdot75$; $= 218\cdot5$,
folglich $C + 3\left(\frac{B-1}{4}\right) = 300\cdot3 = op$.

2. Fall. $mn = 518$

$$op = 477,$$

folglich ($n = 2$) ist $A = B = 129\cdot25$; $C = 259\cdot5$, daher:

$$C + B + 2\left(\frac{A-1}{3}\right) + 1 = 475\cdot25 = op.$$

Ebenso stehen die Knochen zu ihrem Periost, die Markhöhlen der Knochen zu ihrer Rinde, die Sehnen zu der sie umgebenden Scheide in einem angebbaren Durchmesser-Verhältnisse, nicht minder die Dicke der Gelenkkapsel zum Durchmesser der Gelenkhöhle, die Dicke eines Muskels zur Dicke der ihn umgebenden Fascia, mit einem Worte allenthalben dort, wo mehrere dem Anscheine nach getrennte Theile sich aus einem einzigen Keime durch fortgesetzte Schichtenspaltungen entwickelt haben, zeigen sich die einfachsten Durchmesser-Verhältnisse, die aus dem allgemeinen Entwicklungsgesetze um so leichter abgeleitet werden können, je weniger die Theile in der Entwicklung und Schichtenspaltung bereits Fortschritte gemacht haben. Ich hebe aus vielen Fällen nur ein paar hervor.

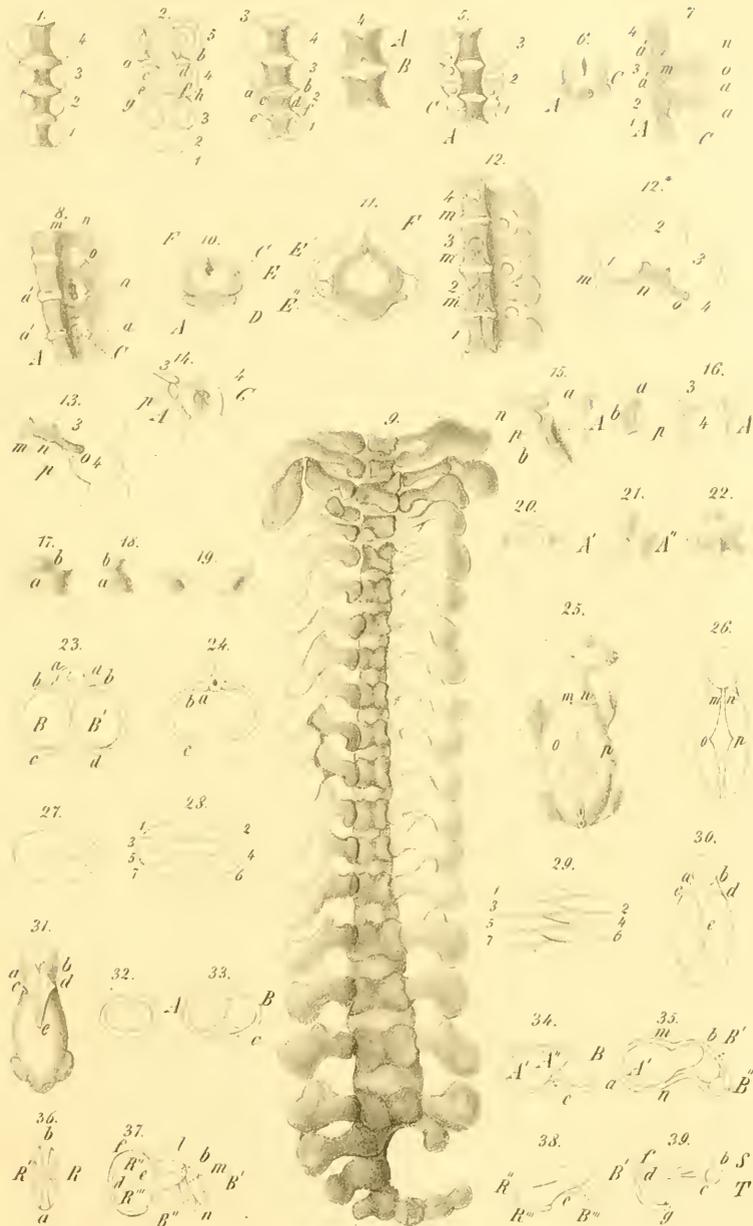
In der 84. Figur ist $a'b'$ der Durchmesser einer Sehne $c'd'$ mit ihrer Scheide. Es beträgt in einem Falle:

$$a'b' = 145\cdot0$$

$$c'd' = 110\cdot6,$$

Engel. Die Bildung der Wirbel und Extremitätsknochen.

Taf. I.



Engel. Die Bildung der Wirbel und Extremitätsknochen.

Taf. II.



mit $n = 2$ folgt $A = B = 36\cdot0$; $C = 73\cdot0$, folglich

$$C + B = 109 = c' d';$$

in einem 2. Falle:

$$a' b' = 214\cdot0$$

$$c' d' = 180\cdot0$$

mit $n = 2$ folgt $A = B = 53\cdot25$; $C = 107\cdot5$, mithin

$$C + B + \left(\frac{A-1}{3}\right) + 1 = 179\cdot2 = c' d'.$$

Ich könnte diese Beispiele noch mit vielen anderen vermehren, diese wenigen mögen genügen. Man sieht bei diesen Verhältnissen immer die Zahlen 2, 3, 4, oder deren Multipla wiederkehren, und wenn auch die numerischen Verhältnisse ausgewachsener Theile jeder Berechnung zu spotten scheinen, so wäre eine solche auf Grundlage des von mir aufgefundenen Entwicklungsgesetzes dennoch möglich.

Auch die verschiedenen Durchmesser ein und desselben Theiles, wie z. B. eines Knochens, werden in leicht angebbaren Verhältnissen stehen; so die Dicke eines Knochens zur Länge, die Breite des Mittelstückes zur Breite der Epiphyse u. s. w., so ist z. B. das Mittelstück eines Humerus-Knochens nur $\frac{3}{4}$ der Dicke des Gelenkkopfes in der ersten Entwicklungszeit des Schaf-Embryo's. Mit der zunehmenden Ausbildung des Knochens ändern sich aber auch wieder diese Verhältnisse, und es wäre gewiss keine uninteressante Aufgabe, diesen Änderungen der Verhältnisse sowohl bei demselben als auch bei verschiedenen Thieren nachzuforschen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1854

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Engel Joseph

Artikel/Article: [Die Bildung der Wirbel- und Extremitätsknochen \(Mit II Tafeln.\). 375-399](#)